

ÖSTERREICHS FISCHEREI

Zeitschrift des Österreichischen Fischereiverbandes | 68. Jahrgang | Heft 1 | Jänner 2015



Laichmigration und Populationsdynamik des Ukrainischen Bachneunauges (*Eudontomyzon mariae* Berg, 1931) in der Pfuda (Innviertel, Oberösterreich)

CLEMENS RATSCHAN

ezb – TB Zauner GmbH; Marktstr. 35, A-4090 Engelhartzell

Abstract

Spawning migrations and population dynamics of Ukrainian Brook Lamprey (*Eudontomyzon mariae*) in the rivulet Pfuda (Upper Austria).

The migration of the non-anadromous Ukrainian Brook Lamprey was investigated in a small river and two adjacent brooks using traps and complementary observation of spawning sites. During three weeks in April, a concentrated migration of adult lampreys was documented in the river Pfuda and into the tributaries. Up to seven spawning sites could be found in the tributary Kenadinger Bach, but almost none in the main river. Therefore, the pattern of the catches is interpreted as a spawning migration into the tributary, where the composition of the sediment is more suitable for spawning grounds (more fine gravel, less sand). A life table model was used to approximate the population dynamics. The fact that the stock of spawning adults was low in three observed years, while electrofishing showed that the density of larvae was very high, can be explained most plausibly by a late metamorphosis of the larvae at an age in the order of 10–15 years. This is in contrast to authors who reported an age of adult *E. mariae* of about 5–7 years, but in accordance with the result of a study that estimated an age of *Lampetra planeri* as high as 14–18 years. Based on the findings, threats for lamprey populations are discussed, with special consideration of the importance of migrations and the needs of lampreys as far as the design of fishways is concerned.

Einleitung

In Österreich kommen nach derzeitigem Wissensstand (Wolfram & Mikschi, 2007) zwei Arten von Neunaugen vor, das Bachneunauge (*Lampetra planeri* Bloch, 1784) und das Ukrainische Bachneunauge (*Eudontomyzon mariae* Berg, 1931), wobei die Taxonomie der Gattung *Eudontomyzon* im Gebiet der Oberen Donau als revisionsbedürftig zu bezeichnen ist. Das Ukrainische Bachneunauge ist in Österreich deutlich weiter verbreitet als *L. planeri* (Ratschan et al. in prep.). In Bezug auf grundlegende ökologische und biologische Charakteristika, insbesondere das Wanderverhalten von *E. mariae*, bestehen sowohl hinsichtlich österreichischer Populationen als auch im internationalen Überblick besonders große Wissensdefizite.

Die vergleichsweise großwüchsigen und schwimmstarken, anadromen Neunaugen, wie das Meerneunauge, *Petromyzon marinus* (L., 1758) und das Flussneunauge, *Lampetra fluviatilis* (L., 1758), führen weite Migrationen zwischen Nahrungshabitaten im Meer und

den Laich- und Querderhabitaten im Süßwasser durch. Diese auffälligen Langdistanzwanderungen wurden in einer Vielzahl von Arbeiten untersucht (z. B. Valtonen, 1980; Heinrich et al. 1985; Quintella et al. 2009). Über Wanderungen der nicht anadromen Arten sind grundlegende Informationen hingegen nur spärlich vorhanden. Malmquist (1980) konnte eine Wanderung adulter Bachneunaugen von 2 km in 14 Tagen nachweisen. Die Dissertation von Krappe (2004) befasst sich sehr eingehend mit der Populationsökologie und dem Wanderverhalten eines norddeutschen Bachneunaugenbestandes und ist für den Vergleich mit österreichischen Populationen von hohem Wert.

Von *E. mariae* liegen nur einzelne ältere Arbeiten aus dem osteuropäischen Raum vor, wo sich auch Hinweise auf Wanderungen finden (Holčík et al., 1965; Zhukov, 1965; Belyĭ, 1966). Bei Standarduntersuchungen zur Funktionskontrolle von Fischeaufstiegshilfen wurden die kleinwüchsigen heimischen Neunaugen bisher nicht nachgewiesen (Zitek et al. 2007), was wahrscheinlich auf das geringe heutige Vorkommen in den untersuchten Gewässern, auf die Selektivität der verwendeten Fangeinrichtungen (Maschenweite von Reusen etc.) oder aber auch auf die hohen Anforderungen von Neunaugen an die Passierbarkeit derartiger Anlagen zurückgeführt werden kann.

Da wenige gesicherte Erkenntnisse vorliegen, bestehen bezüglich der Wanderintensität große Auffassungsunterschiede (Besson et al. 2009). Während manche Autoren annehmen, dass auch nicht-anadrome Neunaugen beträchtliche Strecken wandern können (Igoe et al., 2004) oder »einige km« als maximale Wanderdistanz angeben (Lucas et al. 1998), gehen andere von nur wenigen hundert Metern aus (Kelly & King, 2001) oder bezeichnen sie gar als »nicht wandernd« (Holčík et al., 1965). Schmutz et al. (2000) stufen die heimischen Arten als Mittelstreckenwanderer ein.

Bei Neunaugen sind bezüglich der Habitatwahl, Raumnutzung und Ausbreitungsmöglichkeit die Larven (Querder, Ammocoeten) ganz grundlegend von Adulttieren nach der Metamorphose zu differenzieren. Wanderungen der Querder werden überwiegend als passive, stromab gerichtete Bewegungen betrachtet. Dieses Lebensstadium ist außerordentlich schwimmschwach, bei Querdern mariner Neunaugen wurden maximale Schwimgeschwindigkeiten von lediglich 11 bis 26 cm s⁻¹ gefunden (Hardisty, 1986). Allerdings konnten auch bei Querdern kurze, stromauf gerichtete Wanderungen beobachtet werden (Enequist, 1937; Hardisty, 1944; Quintella et al. 2005). Derartige Ortsveränderungen können als Verhalten zum Aufsuchen günstiger Nahrungshabitate interpretiert werden. Krappe (2004) belegte mit Markierungsversuchen vor allem stromab gerichtete Ortsveränderungen. In seltenen Fällen wurden aber auch stromauf gerichtete Wanderungen von Querdern des Bachneunauges gefunden, die allerdings bei über 80% der stromauf gewanderten Tiere weniger als 25 m betrugten. Bei wenigen Tieren wurden längere Wanderungen belegt, die bei einem einzelnen Querder bis zu über 200 m reichten.

Auf die gesamte Population bzw. Lebensspanne bis zur Metamorphose bezogen ergibt sich eine deutliche, stromab gerichtete Verlagerungen der Querderpopulation im Längsverlauf, die Krappe (2004) auf im Mittel 286 m pro Jahr quantifizieren konnte. Zum Ausgleich sind entsprechende Aufwärtswanderungen von Adulten notwendig. Allerdings sind Neunaugen auch nach der Metamorphose im Vergleich mit Knochenfischen ausgesprochen schwimmschwach. Dies soll unter dem Aspekt der biologischen Durchgängigkeit im Kapitel Ausblick näher beleuchtet werden.

Angaben über das Alter von Neunaugen in der Literatur sind aus einer Reihe von Gründen fehleranfällig. Die von vielen Autoren durchgeführte Identifikation von Jahrgängen anhand der Längenverteilung von Querdern (»Kohortenanalyse«) ist sehr problematisch. Querder können in manchen Jahren wenig wachsen oder gar schrumpfen; dieses Phänomen tritt

vor allem gegen Ende der Entwicklung auf. Die Längenverteilung von Querdern hängt neben dem Alter auch von einer Reihe von weiteren Faktoren ab, darunter aufgrund der stromab gerichteten Verlagerung im Verlauf der Ontogenese auch der räumlichen Lage der vermessenen Querder im Gewässersystem.

Bislang wurde die Lebensdauer von nicht-anadromen Neunaugen sehr wahrscheinlich deutlich unterschätzt. Während bisher von einer Dauer des Larvalstadiums bei *L. planeri* von 6–8 Jahren ausgegangen wurde, deuten neuere Untersuchungen an norddeutschen Bachneunaugen (*L. planeri*) anhand von Individualmarkierungen auf eine durchschnittliche Dauer von 14–18 Jahren hin (Krappe et al. 2012).

Ging Schroll (1959) für steirische Neunaugen (*Eudontomyzon spp.*) noch von einer Dauer des Larvenstadiums von 3,5 bis 4 Jahren aus, so schrieb derselbe Autor im Jahr 1969, dass acht Altersstadien zu beobachten seien. Unter Berücksichtigung des heutigen Wissens über die Entwicklung nicht-anadromer Neunaugen kann nicht ausgeschlossen werden, dass auch diese Angabe das tatsächliche Alter noch deutlich unterschätzt.

An der Pfuda finden sich günstige Voraussetzungen zur Untersuchung von Neunaugen: Hier konnte im Vorfeld eine dichte Population an Querdern gefunden werden, die gemäß des aktuellen taxonomischen Wissensstands der Art *E. mariae* zuzuordnen ist. An der Mündung zweier Zubringer stehen Fließgewässer mit unterschiedlichen Habitatbedingungen auf engem Raum zur Verfügung (siehe Abbildung 1), wo unter Einsatz von Reusen und Fang von Adulten mit Keschern Migrationen adulter Neunaugen untersucht werden können. Weitere Ziele waren, Zusammenhänge mit auslösenden abiotischen Faktoren zu finden und biometrische Daten über die adulten Tiere im Verlauf der Reproduktionsphase zu sammeln. Darüber hinaus liefern populationsdynamische Abschätzungen Anhaltspunkte über die Populationsgröße und den Altersaufbau dieses Bestands, die für den Schutz und Erhalt der Art von Relevanz sind.

Untersuchungsgebiet und Methoden



Abb 1: Schemakarte des Untersuchungsgebiets. Schwarzer Balken: Wehr; > Reusenstandort



Abb 2: Mäanderbogen an der Pfuda. Man beachte das großflächig sandige Sohlsubstrat.

Das Untersuchungsgebiet liegt im Bereich zwischen den Ortschaften Angsüß und Mitterndorf im Gemeindegebiet von Diersbach und Enzenkirchen, Bezirk Schärding/Oberösterreich. Neben der Pfuda wurden die Zubringer Kenadinger Bach und der Hackinger Bach bearbeitet (siehe Abbildung 1 und Tabelle 1). Es handelt sich dabei um Oberläufe, die den westlichen Rand des so genannten »Sauwaldes« entwässern, eines südlich der Donau gelegenen Anteils der Böhmisches Masse (Granit- und Gneisgebiet).

Tabelle 1: Kennzeichnende Parameter der untersuchten Gewässerstrecken

Parameter	Pfuda Angsüß-Mitterndorf	Kenadinger Bach Unterlauf	Hackinger Bach Unterlauf
Einzugsgebiet	64,1 km ²	12,2 km ²	14,5 km ²
Gefälle	3 ‰	12 ‰	3 ‰
Flussordnungszahl	4	3	2
MQ	1,1 m ³ s ⁻¹	0,2 m ³ s ⁻¹	0,2 m ³ s ⁻¹
Benetzte Breite	7 m	4 m	3 m
Fischregion	Hyporhithral klein	Epirhithral	Hyporhithral klein

Zur gezielten Erhebung der Neunaugendichte im Längsverlauf der Pfuda samt Zubringern erfolgten im April und Juni 2008 semiquantitative Elektrofischungen im Rahmen des Artenschutzprojektes »Kleinfische und Neunaugen in Oberösterreich« (siehe Gumpinger et al. 2009; Ratschan et al. in prep.). Zusätzlich werden Daten aus einer Bestandsbergungsaktion im Bereich der Baustelle des »Hochwasserrückhaltebeckens Angsüß« im Jahr 2010 berücksichtigt (Mittlg. Gumpinger, 2014).

Zur Untersuchung der Neunaugenwanderungen wurden an den vier in Abbildung 1 gekennzeichneten Standorten modifizierte Reusen nach Morris & Maitland (1987) eingesetzt. Der Reusenstandort am Kenadinger Bach lag ca. 15 m stromauf der Mündung in die Pfuda, jener am Hackinger Bach ca. 50 m stromauf der Mündung. Die Reusen an der Pfuda lagen unterhalb eines unpassierbaren Kleinkraftwerks, und zwar eine stromab des Wehrs (Ausleitungsstrecke) und eine im unmittelbaren Unterwasser der Turbine (Mühlbach).

Die Reusen bestehen aus 100 cm langen PVC-Rohren (Durchmesser 15 cm), in die hintereinander zwei Trichter (Öffnung 4 bzw. 2 cm) als Reusenkehlen eingesetzt sind. Durch die Verwendung von zwei Trichtern in Serie kann die Fängigkeit für Neunaugen gegenüber einer Reuse mit nur einer Kehle deutlich gesteigert werden (Morris & Maitland, 1987). Beide Trichter sind in eine Muffe montiert, die über das Rohr geschoben und per Bajonettverschluss befestigt wird. Dadurch kann die Reuse mit wenigen Handgriffen entleert werden.

An den Pfuda-Zubringern wurde mittels Ziegeldeckenträgern, Rippstahlstangen und Sandsäcken der gesamte Gewässerquerschnitt abgesperrt bzw. aufgestaut, sodass etwa 2 Dezimeter hohe Abstürze entstanden. Diese Querbauwerke wurden schräg bzw. trichterförmig angewinkelt, um eine Leitwirkung zu erreichen. Die Reusen wurden hinter je einer Ausnehmung in diesen künstlichen Querbauwerken befestigt und mit Sandsäcken und Schotter seitlich abgedichtet (siehe Abbildung 3). In der Pfuda selbst war eine Absperrung aufgrund der Gewässergröße nicht mehr durchführbar. Eine gute Fängigkeit der Reusen wurde dort durch schräg gestellte Leiteinrichtungen aus Ziegeldeckenträgern, Sandsäcken und Steinen gewährleistet.

Die Reusen wurden vom 30. 3. bis zum 6. 5. 2009 exponiert und an 24 Tagen entleert. Gefangene Tiere wurden auf 1 mm Totallänge genau gemessen, abgetropft und im Feld mit einer Feinwaage der Fa. Tomopol (Modell p050) auf 1/100 Gramm genau gewogen. Das Geschlecht wurde anhand äußerer Geschlechtsmerkmale bestimmt (penisförmige Urogenitalpapille der Männchen, Analfalte der Weibchen). Anschließend wurden die Neunaugen oberhalb der Reuse (Pfuda: oberhalb des Kleinkraftwerks) wieder ins Gewässer



Abb 3: Absperrung und Reuse am Kenadinger Bach (links) und am Hackinger Bach (rechts)

entlassen. Die Wassertemperatur wurde mit Loggern der Firma blattfisch (Te.M.P.) aufgezeichnet (Messintervall: 2 h).

In den Jahren 2009 bis 2011 wurden während der Laichzeit regelmäßig Begehungen des Unterlaufs des Kenadinger Bachs bis zu einer Straßenbrücke sowie der Pfuda-Strecke stromauf der Mündung des Kenadinger Bachs auf einer Länge von jeweils ca. 350 m durchgeführt. Dabei wurde die Zahl der – in der Regel deutlich erkennbaren – Laichgruben aufgenommen. Die sich darauf befindlichen Neunaugen wurden mittels eines Aquarienkeschers kurzzeitig gefangen, vermessen und wieder zurückgesetzt. Aufgrund der hohen Sichtigkeit, der hohen Suchintensität, der Kleinheit der Gewässer und der Tatsache, dass die Laichgruben im untersten Teil der kartierten Strecken konzentriert waren, kann davon ausgegangen werden, dass bei den Begehungen tatsächlich ein Gutteil der Adulten eines Jahrgangs erfasst werden konnte.

Ergebnisse

Die Elektrofischungen im Jahr 2008 ergaben eine im Längsverlauf der Pfuda deutlich differenzierte Besiedlung durch Querder (siehe Abbildung 4). Im Unterlauf bei Kalling sowie im bereits ausgesprochen rhithralen, steilen Oberlauf bei Bartenberg fehlten Neunaugen gänzlich. Dazwischen wurde eine Besiedlung sowohl der Pfuda selbst als auch der größeren Zubringer (Hackinger Bach, Kenadinger Bach und Auinger Bach) dokumentiert. Adulte Neunaugen wurden im Rahmen der Elektrofischung nur vereinzelt gefangen (4 Adulte gegenüber 152 Querdern). Die höchste Querderdichte trat in der Pfuda im Bereich Angsüß auf Höhe der Mündung des Kenadinger Bachs auf. In diesem Bereich wurde die gegenständliche Migrationsuntersuchung durchgeführt.

Direkt stromab anschließend wurde im Spätsommer 2010 im Vorfeld einer Baumaßnahme eine Fischbergung durchgeführt. Dabei wurde der vorliegende Stau der Kleinstwasserkraftanlage gelegt und mittels intensiver Elektrofischerei wurden auf einer Strecke von ca. 250 m 821 Neunaugen (davon 26 Adulte bzw. in Metamorphose befindliche Querder) gefangen und stromauf umgesetzt (Mittlg. Gumpinger, 2014). Diese Zahlen belegen, dass im unmittelbaren Nahebereich des Reusenstandorts am Kenadinger Bach eine große Querderpopulation lebt. Die Anzahl der dabei gefundenen adulten Tiere stimmt sehr gut mit den auf den Laichgruben gefundenen Neunaugen (bis zu 24; siehe Tabelle 2) überein, vor allem wenn man die noch zu berücksichtigende Mortalität zwischen der Bergungsaktion im Spätsommer und dem Laichgeschehen im Frühjahr einbezieht.

Im Zuge der Migrationsstudie wurden in den vier Reusen 61 Fische und Rundmäuler aus 7 verschiedenen Arten gefangen, davon 26 adulte Ukrainische Bachneunaugen *E. mariae*,

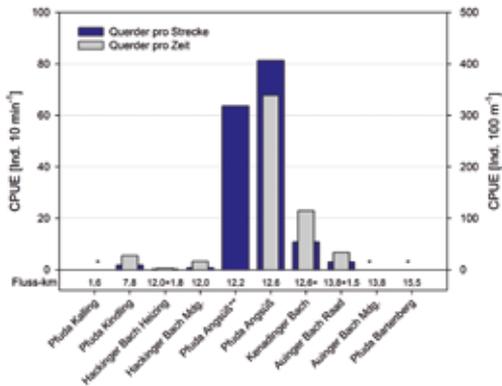


Abb 4: Querderdichte im Längsverlauf der Pfuda mit Zubringern. *: Nullfang; **: 2010, keine Befischungsdauer verfügbar. Mdg.: Bereich nahe der Mündung in die Pfuda

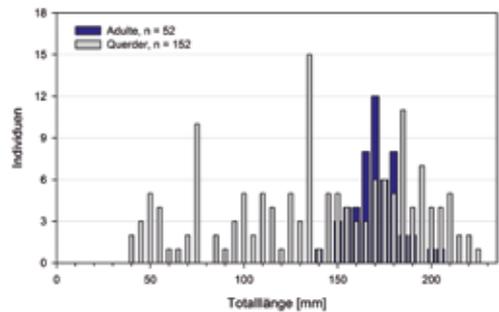


Abb 5: Längenaufbau aller Querder (April 2008) und Adulter (April 2008 und 2009) aus der Pfuda und dem Unterlauf des Hackinger bzw. Kenadinger Bachs

21 Bachschmerlen *B. barbatula* (nur Hackinger Bach), 7 Koppen *Cottus gobio*, 2 Aalrutten *L. lota*, 2 Aitel *Leuciscus cephalus*, 2 Blaubandbärblinge *Pseudorasbora parva* und 1 Hasel *L. leuciscus*. Die Zahl von 26 gefangenen Neunaugen mag gering erscheinen, der Vergleich mit der Zahl der auf den Laichplätzen gefundenen Neunaugen (siehe Tabelle 2) legt aber nahe, dass ein wesentlicher bis großer Teil der Laichpopulation des Untersuchungsjahres erfasst werden konnte. Die gefangenen Adulttiere waren zwischen 146 und 205 mm lang (Mittelwert 168 mm), die im Nahebereich gefangenen Querder 40 bis 225 mm (siehe Abbildung 5).

Die Maximalgröße von Querdern liegt über jener der Adulten, so wie es auch bei *L. planeri* beobachtet wurde (Krappe, 2004). Es kommt also in der Phase zwischen den späten Querderstadien und den ablaichenden Adulttieren zu einer gewissen »Schrumpfung«, die bei der ggst. Population etwa 20 mm beträgt. Die gefangenen Männchen waren im Mittel mit 170 mm etwas größer als die Weibchen (163 mm), dieser Unterschied verfehlt aber knapp das Signifikanzniveau von $p = 0,05$ (T-Test). Auch ein Geschlechtsdimorphismus bezüglich der Körperlänge würde sich mit den Ergebnissen von Krappe (2004) decken.

Der Zusammenhang zwischen Körpergewicht [g] und Totallänge [mm] der adulten Tiere lässt sich mit der Regressionsgleichung $\log(W) = -5,339 + 2,818 \times \log(TL)$ beschreiben ($R^2 = 0,59$). Der geringe Erklärungswert ergibt sich vor allem daraus, dass manche laichschweren Weibchen in den Reusen deutlich korpulenter als alle Männchen und alle Weibchen auf den Laichgruben waren (siehe Abbildung 7 und Abbildung 9 C). Nach dem Ablaihen (Ende April) war bezüglich der Korpulenz kein Unterschied zwischen den Geschlechtern mehr erkennbar.

Das Geschlechterverhältnis der adulten Neunaugen wies deutliche Unterschiede auf (siehe Abbildung 6). Bei den Reusenfängen waren Männchen deutlich überproportional vertreten (1 : 0,38). Dies entspricht recht genau den Ergebnissen bei Krappe (2004), der bei aufsteigenden Bachneunaugen einen deutlichen Überhang von Männchen feststellte (durchschnittlich 1 : 0,34). Durch eine frühere Metamorphose männlicher Neunaugen kann es bei Laichpopulationen zum Überwiegen männlicher Tiere kommen (Krappe, 2004). Aber auch ein geschlechterspezifisch unterschiedliches Wanderverhalten kann zu einem sich verändernden Geschlechterverhältnis im Verlauf des Reproduktions-

geschehens mit sich bringen. Dies wurde auch im Rahmen der gegenständlichen Studie beobachtet: Auf den Laichgruben bzw. bei den Totfunden wurden vorwiegend Weibchen vorgefunden. Insgesamt ergibt sich bei der gegenständlichen Population aber ein näherungsweise ausgeglichenes Geschlechterverhältnis bzw. ein nur leichter Überhang männlicher Tiere.

Der zeitliche Ablauf des Migrations- und Reproduktionsgeschehens im Jahr 2009 ist in Abbildung 9 dargestellt. Bezüglich des Temperaturverlaufs sind ausgeprägte diurnale Schwankungen im Ausmaß von ca. 3–4 Grad erkennbar. Der Hackinger Bach war 1–2 Grad wärmer als die Pfuda bzw. der Kenadinger Bach. Erste einwandernde Neunaugen wurden bereits Anfang April bei mittleren Tagestemperaturen von 8°C gefangen. Das Migrations- und Laichgeschehen fand überwiegend bei Temperaturen von 10–12°C statt.

Die stärksten Wanderbewegungen wurden Mitte April festgestellt. Zu diesem Zeitpunkt ist anhand der gehäuften Reusenfänge von einer verstärkten Einwanderung aus der Pfuda in den Kenadinger Bach auszugehen. An der Pfuda gelangen die Reusenfänge zuerst im Wehrkolk (Situation mit Überwasser). In der späteren Phase war die Restwasserstrecke nicht mehr dotiert, alle Fänge wurden dann im Mühlbach registriert.

Am 19. April wurde ein Weibchen in einer Reuse gefangen, das bereits bei leichtem Druck Eier abgab. Am 20. April waren in der Pfuda und im Kenadinger Bach einzelne Laichgruben zu sehen. In den Tagen darauf wurden bis zu 12 Neunaugen auf bis zu 6 Laichgruben gesichtet, davon bis zu 5 im Kenadinger Bach. Sukzessive waren mehr

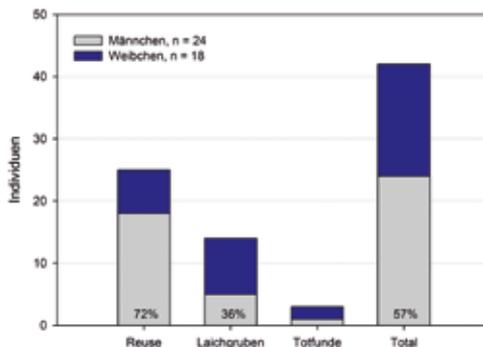


Abb 6: Geschlechterverhältnis der untersuchten adulten Neunaugen (Prozentwert: Anteil der männlichen Tiere)



Abb 7: Korpulenten, laichschweres Weibchen. Man beachte die für Weibchen typische Analfalte (Anschwellung hinter der Kloake).



Abb 8: Die Männchen sind wesentlich schlanker.

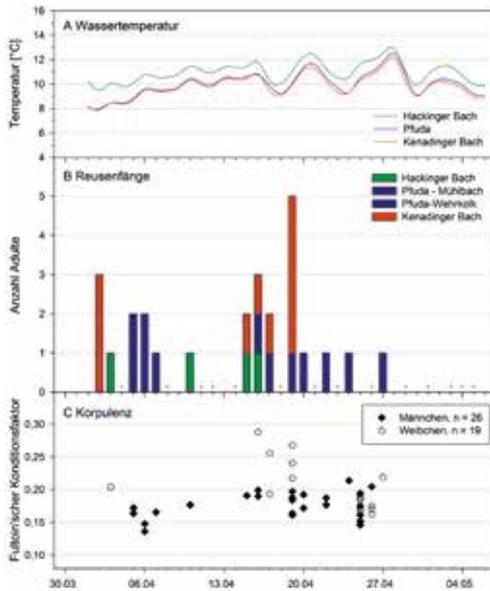


Abb 9: Zeitlicher Verlauf von Temperatur (A, oben), Reusenfängen (B; *: keine Reusenentleerung), und Korpulenz (C; Reusen- und Kescherfänge)

beobachtungen schlüssig als Wanderung unmittelbar vor dem Laichgeschehen interpretiert werden kann. Anhand des Abstands zwischen den Querderhabitaten und den Laichgruben ist eine Wanderdistanz von einigen 100 m bis zu etwa einem Kilometer anzunehmen. Längere Wanderungen waren nicht möglich, weil ein Kleinkraftwerk in der Pfuda (ohne Fischwanderhilfe) diese Wanderungen unterbrach. Dies führte zu einer Konzentration von Neunaugen im Unterwasser, sodass dort 12 adulte Neunaugen mittels Reusen gefangen werden konnten.

Auch in den Kenadinger Bach stieg ein hoher Anteil der Neunaugen auf (10 Stück), während in der Reuse am Hackinger Bach nur 4 Individuen gefangen wurden. Obwohl in der Pfuda ein deutlich größerer Querderbestand lebt, wurden dort 2009 nur 2 Laichgruben entdeckt, in den zwei Folgejahren gar keine. Im Kenadinger Bach, der in denselben Abschnitt mündet, lagen hingegen 2009 bis zu 5 Laichgruben, in den zwei folgenden Jahren jeweils 7 (siehe Tabelle 2). Auf den Laichgruben wurden in der Pfuda maximal 2 Individuen pro Termin gesichtet, im Kenadinger Bach bis zu 10. Daraus ist zu schließen, dass eine gezielte Laichwanderung aus der Pfuda in den Zubringer Kenadinger Bach erfolgt.

Im Unterlauf des Kenadinger Bachs kommen zwar auch Querder in größerer Zahl vor (siehe Abbildung 4), es handelt sich dabei jedoch um anteilig mehr kleinere Tiere als in der Pfuda. Ein ähnliches Phänomen – eine stromab ansteigende Größe von Querdern der Art *L. planeri* – wurde auch von anderen Autoren beobachtet und mit einer sukzessiven Abdrift der schwimmschwachen Querder im Verlauf ihrer Ontogenese erklärt (Hardisty & Potter, 1971; Krappe, 2004). Die beobachteten, stromauf gerichteten Laichwanderungen der Adulttiere dienen somit einerseits dem Erreichen geeigneter Laichhabitats und andererseits zur Kompensation der Abdrift der Querder.

und mehr Tiere, die noch auf den Laichgruben verweilen, anhand der auffallend geringen Korpulenz als bereits abgelaicht einzuschätzen. Schon am 25. April wurden die ersten toten Neunaugen gesichtet, letztmalig ein verpilztes Exemplar im Kenadinger Bach am 4. Mai.

Diskussion

Die Reusen erwiesen sich als effektive Methode zum Nachweis von wandernden Neunaugen. Das Spektrum gefangener Tiere zeigte eine hohe Selektivität bezüglich benthischer Fische und Rundmäuler. Interessanterweise wurde keine einzige Bachforelle gefangen, obwohl diese Art im Gebiet dominant vorkommt. Dies bestätigt die gute Anwendbarkeit der Reusen für Migrationsstudien an Neunaugen, ohne fischereiwirtschaftlich bedeutsame Fischarten zu beeinträchtigen.

Es konnte im Gebiet eine zeitlich eng gefasste Migration nachgewiesen werden, die zusammen mit den begleitenden Beobachtungen

Tabelle 2: Maximale Anzahl gesichteter Neunaugen, Datum und Anzahl an Laichgruben in den Jahren 2009 – 2011

Jahr	2009	2010	2011
Maximale Anzahl gesichteter Neunaugen	12	22	24
Datum	25. 4.	27. 4.	21. 4.
Maximale Anzahl von Laichgruben	5	7	7
Davon Laichgruben in der Pfuda	max. 2	keine	keine

Zeitliches Geschehen, auslösende Faktoren

Als entscheidender auslösender Faktor für die Laichwanderung von Neunaugen wird die Wassertemperatur angenommen. Belyi (1966) beschreibt, dass *E. mariae* bei Temperaturen von 8 bis 10°C stromauf zu den Laichplätzen wandert. Der Beginn der Laichwanderung von *L. planeri* wird ab 7,5°C angenommen, der Beginn der Laichaktivitäten bei *L. planeri* und *L. fluviatilis* ab 10°C (Malmqvist, 1980; Sjöberg, 1980). Es wird vermutet, dass eine sprunghafte Erhöhung der Wassertemperatur als auslösender Faktor wirkt (Lemcke, 1999). Der im Zuge der gegenständlichen Studie an *E. mariae* beobachtete Verlauf der Temperatur und des Wander- und Laichgeschehens passt sehr gut in dieses Bild.

In der Literatur gibt es auch Hinweise, dass Bachneunaugen nach der Metamorphose bereits im Herbst stromauf zu wandern beginnen, im Bereich der Laichplätze versteckt überwintern und beim Erreichen ausreichender Wassertemperaturen im Frühjahr des

Tabelle 3: Laichtermine einiger Neunaugenpopulationen durch Beobachtung von Laichaktivitäten bzw. Fund von Adulttieren unmittelbar nach dem Laichen (*).

Art	Gewässer	Region	Datum	Seehöhe	Quelle
<i>E. mariae</i>	Labillbach	Stmk.	11. 4. 2012	305 m	Mittlg. W. Gessl
	Pfuda, Kenadinger Bach	OÖ.	20. – 26. 4. 2008	350 m	ggst. Studie
	Gamlitzbach	Stmk.	29. 4. 2004	275 m	eigene Beobachtung
<i>L. planeri</i>	Kyll (Eifel)	Rheinland-Pfalz	17. 4. 2014	355 m	Mittlg. M. Koenen
	Eisenhuter Bach	OÖ.	28. 4. 2011	615 m	Mittlg. K. Nadler
	Maltsch	OÖ.	1. 5. 2014	605 m	Mittlg. Sollberger
	Große Mühl	OÖ.	20. 5. 2012	590 m	eigene Beobachtung
	Große Mühl	OÖ.	7. 6. 2009	600 m	eigene Beobachtung
	Kalte Moldau	Bayern	19. 6. 2005	820 m	Mittlg. D. Neumann
	Iglbach	OÖ.	27. 6. 2013*	740 m	Ratschan & Guttman, 2013

nächsten Jahres laichen (Maitland, 2003). Für die gegenständliche Population ist ein derartiges Wanderverhalten eher nicht anzunehmen, weil unmittelbar vor dem Laichgeschehen eine verstärkte Wanderbewegung festgestellt wurde und die Anzahl der im Zuge der Reusenerhebung festgestellten Neunaugen sich in einer ähnlichen Größenordnung bewegte wie die Anzahl der sich auf den Laichgruben befindlichen Tiere.

Für *L. planeri* wird eine Laichzeit im März und April angegeben, in nördlichen und höher gelegenen Gebieten erstreckt sich diese bis in den Mai oder sogar Juni (Maitland, 2003). Dies bestätigt sich bei heimischen Neunaugenpopulationen (Tabelle 3). Während in der Südsteiermark schon Anfang April Laichaktivitäten beobachtet wurden, war dies in der Kalten Moldau, einem hoch im Bayerischen Wald gelegenen Gewässer, erst Mitte Juni der Fall, im Iglbach hoch im Böhmerwald gar Ende Juni. Bei der Population an der Pfuda lag die Laichzeit in den drei beobachteten Jahren recht konstant Ende April (siehe Tabelle 2).

Laichplatzwahl

Es wird vermutet, dass die (großräumige) Wahl von Laichplätzen bei Bachneunaugen ähnlich wie beim Flussneunauge durch eine Lockwirkung von durch Querder ausgeschiedenen Pheromonen beeinflusst wird. Auch bei der Bildung von Laichgruppen können Botenstoffe eine Rolle spielen (Gaudron & Lucas, 2006; Krappe et al. 2012). Als plausibler Grund für in Nebengewässer gerichtete Laichwanderungen sind im gegenständlichen Gebiet günstigere Sedimentbedingungen für Laichplätze in Zubringern anzuführen. Im Kenadinger Bach findet sich ein höherer Anteil von feinem Kies und weniger Sand als in der Pfuda (siehe Abbildung 2).

Im Gebiet konnte die Lage und Ausformung etwa eines Dutzends Laichplätze beobachtet werden (siehe Abbildung 10 und Abbildung 11). Es wurden von einzelnen oder Gruppen von Adulttieren etwa tellergroße Laichgruben ausgehoben, die in der Regel im Bereich zwischen dem Ausrinn eines Kolkes und der anschließenden Furt lagen. Hier traten feinkiesige Sedimentfraktionen und mäßig hohe Strömungsgeschwindigkeiten auf.

Diese Beobachtungen passen sehr gut mit jenen bei Laichplätzen von *L. planeri* zusammen. Diese werden mit einem Substrat von 0,2 – 20 mm, geringen Wassertiefen (< 40 cm) und mäßigen Strömungsgeschwindigkeiten (0,2 – 0,5 m/s) charakterisiert. Durch Nestbauaktivitäten entstehen »flache, ovale Laichmulden von etwa 20 x 15 cm Durchmesser und etwa 5 cm Tiefe« (Krappe et al., 2012). Bezüglich der Laichplatzwahl sind also keine wesentlichen Unterschiede zwischen *L. planeri* und *E. mariae* erkennbar.



Abb 10: Zwei Neunaugen bauen eine Laichgrube (Pfuda)



Abb 11: Ein Männchen umschlingt ein Weibchen und schüttelt es während der Laichabgabe

Populationsdynamik

Das bei allen Erhebungen im Gebiet übereinstimmend gefundene Bild – große Querderpopulation und kleine Laichtierpopulation – ist grundsätzlich durch eine hohe Mortalität der Querder und / oder ein sehr hohes Alter der Adulttiere erklärbar. Um diese Möglichkeiten einzugrenzen, soll auf Basis der zur Verfügung stehenden Grundlagen aus dem Freiland und aus der Literatur die Populationsdynamik des gegenständlichen Neunaugenbestands durch »Lebenstafelmodelle« abgebildet werden. Diese Modelle basieren auf einer Reihe von Vereinfachungen bzw. Analogieschlüssen zu anderen Neunaugenpopulationen und sind daher nur als grobe Annäherung zu verstehen.

Krappe (2004) gibt eine jährliche Mortalität der Querder von 20–40 % und eine Mortalität der Eier und Junglarven von 95 % an. Auch bei Flussneunaugen tritt eine sehr hohe Mortalität der Eier auf, bei einer Studie in Nordamerika erreichten nur 6,5 % der Eier das Larvenstadium (Manion & Hansen, 1980). Den Modellen für *E. mariae* werden Werte in dieser Größenordnung zugrunde gelegt. Die Eizahl wird mit der Formel von Belyí (1966) berechnet. Das mittlere Längenwachstum pro Jahr wird anhand des angenommenen Alters bei der Metamorphose rückgerechnet, sodass sich unter Berücksichtigung der im späten Stadium auftretenden Längenreduktion (»Schrumpfung«) die bei der gegenständlichen Population beobachtete mittlere Länge der Laichtiere von 168 mm ergibt.

Der Bestand von Querdern, aus dem sich die Adulten auf den beobachteten Laichplätzen rekrutieren, wird anhand der Ergebnisse der erwähnten Bestandsbergung abgeschätzt. Bei einer von Experimenten durch Krappe (2004) abgeleiteten Fangwahrscheinlichkeit von ca. 50 % und einer Abdeckung der Querderhabitate, die anhand der Ortskenntnis mit ca. zwei Dritteln abgeschätzt wird, ergibt sich eine Populationsgröße von Querdern in gut nachweisbarer Größe (≥ 75 mm) in der Größenordnung von 2.000 Individuen. Der Bestand adulter Laichtiere wird anhand der Reusenfänge, der Beobachtungen auf den Laichgruben und der Totfunde auf ca. 25 Stück festgelegt.

Eine schlüssige Anpassung des entwickelten Modells ergibt sich sowohl unter Annahme des Alters der Laichtiere von 10 (9+) als auch von 15 Jahren (14+; siehe Tabelle 4). Das mittlere jährliche Wachstum der Querder würde dann rückgerechnet bei 12 bis 21 mm liegen und wäre etwas rascher als bei der von Krappe (2004) untersuchten *L. planeri* Population. Die gesamte gegenständliche Querderpopulation (exkl. 0+) würde etwa 8.500 Individuen umfassen, um eine Population laichender Adulttiere von nur 25 Stück hervorzubringen.

Eine bisher für *E. mariae* angegebene Lebensdauer von nur 5–7 Jahren (Holčík & Renaud, 1986; Krappe et al. 2012) – wie sie von fehleranfälligen Kohortenanalysen abgeleitet wurde – kann hingegen weitgehend ausgeschlossen werden. Anhand des populationsdynamischen Modells zeigt sich, dass dies nur bei einer äußerst hohen Mortalität von 60–80 % pro Jahr und einem jährlichen Wachstum der Querder von 35 bis 75 mm möglich wäre.

Derartige Werte sind im Vergleich mit den Ergebnissen von Krappe (2004) und unter der Annahme, dass die Populationsdynamik bei *E. mariae* in Grundzügen ähnlich wie bei *L. planeri* gestaltet ist, als nicht plausibel einzuschätzen. Inter- und intraspezifische Unterschiede bezüglich Wachstum und Alter sind bei Neunaugen zwar bekannt, in diesem Ausmaß bei Arten mit sehr ähnlicher Biologie/Ökologie aber sehr unwahrscheinlich. Das deutet darauf hin, dass auch das Alter adulter Neunaugen der Art *E. mariae* bisher unterschätzt wurde und eher in der Größenordnung von 10 bis 15 Jahren als von 5 bis 7 Jahren liegen dürfte.

Tabelle 4: Populationsdynamische Parameter von *E. mariae* (*: *L. planeri*) und Abschätzung der Dynamik der gegenständlichen Population durch je ein »Lebenstafelmodell« bei einer angenommenen Generationsdauer von 10 (rechts) bzw. 15 Jahren (links). TL: Totallänge

Populationsdynamischer Parameter	Wert	Quelle	Wert	Quelle
Eizahl	4.600	Belyi (1966)	4.600	Belyi (1966)
Mortalität Eier, 0+	0,95	Krappe (2004)*	0,95	Krappe (2004)*
Mortalität Querder pro Jahr	0,30	Krappe (2004)*	0,44	rückgerechnet
Mittl. Wachstum [mm/a]	13	rückgerechnet	21	rückgerechnet
Schrumpfung [mm]	20	eigene Daten	20	eigene Daten
Alter bei Metamorphose	14 (13+)	Krappe et al. (2012)*	9 (8+)	Annahme
Querder > ca. 75 mm	ca. 2.000	eigene Daten	ca. 2.000	eigene Daten
Population Adulte, ca.	25	eigene Daten	25	eigene Daten
Anteil Weibchen	0,43	eigene Daten	0,43	eigene Daten

Alter	Generationsdauer 15 Jahre			Generationsdauer 10 Jahre			
	TL [mm]	Mortalität	Population [Ind.]	TL [mm]	Mortalität	Population [Ind.]	
Eier		0,95	51000		0,95	51000	1.761 Querder
1+	27	0,30	2550	42	0,44	2550	
2+	40	0,30	1785	63	0,44	1428	
3+	54	0,30	1250	84	0,44	800	
4+	67	0,30	875	105	0,44	448	
5+	80	0,30	612	125	0,44	251	
6+	94	0,30	429	146	0,44	140	
7+	107	0,30	300	167	0,44	79	
8+	121	0,30	210	188	0,44	44	
9+	134	0,30	147	168	1,00	Adulte 25	
10+	147	0,30	103				
11+	161	0,30	72				
12+	174	0,30	50				
13+	188	0,30	35				
14+	168	1,00	Adulte 25				
davon Weibchen			11			11	

Ausblick und angewandte Aspekte

Fischereiliche Bewirtschaftung

Bei Bächen und Flüssen mit Neunaugenbeständen handelt es sich in der Regel um ökologisch vergleichsweise intakte Fließgewässer. Hier sollte eine zeitgemäße, ökologisch orientierte fischereiliche Bewirtschaftung ohne Besatz oder ggf. mit Besatz früherer Stadien (Eier, Jungfische) möglich sein (Holzer et al. 2004). Falls – wie derzeit vielerorts praktiziert – Besatz mit fangfähigen Forellen erfolgt, so kann es verstärkt dazu kommen, dass Neunaugen aufgrund fehlender Flucht und exponierter Habitatwahl während des Laichgeschehens adulten Forellen zum Opfer fallen. Falls eine naturnahe Bewirtschaftung nicht umsetzbar ist, sollten größere Besatzfische in Neunaugengewässern daher erst nach vollendeter Laichzeit der Neunaugen eingebracht werden, um eine ungünstige zeitliche Übereinstimmung einer unnatürlich hoher Prädatordichte und des sensiblen Stadiums laichender Neunaugen zumindest zu reduzieren.

Gefährdungsfaktoren

Durch anthropogene Einflüsse wie die Güteprobleme der Vergangenheit sowie Regulierung, Schwall, Ausleitung und Stau sind Neunaugen aus einer Reihe österreichischer Fließgewässer weitgehend oder vollständig verschwunden. Dies trifft beispielsweise für die Salzach, Traun, Steyr oder Ybbs zu, wo noch vor einem halben Jahrhundert Neunaugenbestände zu finden waren (Schroll, 1969; Gumpinger et al. 2009). Als wohl wichtigster Faktor für den Erhalt ist die Verfügbarkeit geeigneter, hochwertiger Querderhabitate anzusprechen, also sandiger bis schluffiger Sedimentbänke mit mäßig häufiger Umlagerungsdynamik und ausreichender Sauerstoffversorgung. Derartige Habitate treten in Gewässern mit intakter Morphologie, Hydrologie und naturnahem Nährstoff- und Feststoffhaushalt in der Regel mosaikförmig im Gewässerbett verteilt auf. Als zweiter wesentlicher Faktor ist die Präsenz und Erreichbarkeit von Laichhabitaten (Kieslaichplätzen) anzunehmen. Neunaugen als langlebige Organismen sind besonders sensibel auch gegenüber nur selten auftretenden Störeinflüssen. Die Wiederbesiedelbarkeit von Lebensräumen nach Ausfällen (Extremhochwässer, Fischsterben, Störungen bei Bauaktivitäten etc.) ist eine weitere wichtige Voraussetzung für den langfristigen Erhalt dieser Organismen.

Wie anhand des untersuchten Neunaugenbestands gezeigt wurde, können Laichpopulationen von *E. mariae* auch aufgrund der natürlichen Populationsdynamik sehr klein sein und nur wenige Dutzend adulte Exemplare umfassen. Andererseits spielt eine ausreichende Populationsgröße für die Partnerfindung bzw. die Ausbildung von Laichgesellschaften eine wichtige Rolle. Die Abdrift von Querthern und stromauf gerichtete Wanderungen adulter Tiere sind inhärente Prozesse der natürlichen Lebensstrategie von Neunaugen.

Durchgängigkeit

Unter den genannten Gesichtspunkten kann eine hohe Bedeutung eines hochwertigen Habitatverbunds ohne Migrationsbarrieren für den langfristigen Erhalt von Neunaugenbeständen abgeleitet werden. In vielen strukturarmen Gewässern wird die Schaffung hochwertiger Habitate von vorrangiger Bedeutung für die Sanierung von Neunaugenbeständen sein. Nachdem die Verbesserung der Durchgängigkeit stromauf derzeit aber besonders im Fokus der Bestrebungen zur gewässerökologischen Sanierung österreichischer Gewässer steht, soll im Folgenden näher auf diesen Aspekt eingegangen werden. Im Gegensatz zu den heimischen Knochenfischen spielen stromab gerichtete Rückwanderungen aufgrund der semelparen Lebensweise der Neunaugen (Absterben

der Adulttiere nach dem Laichen) eine untergeordnete Rolle. Die Problematik einer erhöhten Mortalität bei Wanderungen stromab beschränkt sich auf das Stadium der Querder.

Versuche mit adulten, nicht-anadromen Neunaugen (*L. planeri*) ergaben, dass diese über die Dauer von 5 Sekunden eine maximale Schwimgeschwindigkeit von 70–80 cm/s (ca. 5 Körperlängen) bzw. über die Dauer von 15 Sekunden von nur 40 cm/s (ca. 2,5 Körperlängen) erreichten (Besson et al. 2009). Im Vergleich zu adulten Salmoniden, Cypriniden oder Perciden, die etwa die 10- bis 15-fache Körperlänge als Spintgeschwindigkeit erreichen (Adam & Lehmann, 2011), sind Neunaugen daher als ausgesprochen schwimm- schwach anzusprechen. Allerdings können sich Neunaugen jederzeit mit ihrer Saugscheibe auch an glatten Oberflächen festsaugen, um Rastpausen einzulegen. Dadurch können längere Strecken mit Strömungsgeschwindigkeiten nahe der Sprintgeschwindigkeit etappenweise zurückgelegt werden (Kemp et al. 2010; Quintella et al., 2005; 2009).

Rückschlüsse auf die Passierbarkeit verschiedener Bautypen von Fischaufstiegshilfen können anhand von Versuchen mit adulten Neunaugen gezogen werden (Besson et al. 2009). Die verwendeten Bachneunaugen konnten eine Konfiguration ähnlich eines Schlitzpasses und ähnlich eines Beckenpasses auch bei sehr geringen Absturzhöhen von wenigen Zentimetern nur in sehr seltenen Fällen überwinden. Gut passierbar waren nur Konfigurationen mit einer überfallsfreien Sohle, maximal 8 % Neigung (kleinräumig, nicht auf das Durchschnittsgefälle von Fischwanderhilfen übertragbar) und turbulenzarmer Strömung (< 80 W/s).

Übertragen auf konventionelle Fischwanderhilfen heißt dies, dass die Bautypen Schlitzpass, (naturnaher) Beckenpass und Rampe mit Riegelstruktur sehr wahrscheinlich für Neunaugen nicht passierbar sind. Auch die deutlich schwimmstärkeren, hoch aufstiegswilligen Flussneunaugen können konventionelle Schlitzpässe nur sehr eingeschränkt durchwandern (Laine et al. 1998). Allerdings reichen aufgrund der kleinen Körperhöhe heimischer Neunaugen geringe Wassertiefen von wenigen Zentimetern im Wanderkorridor aus, wie sie im Uferbereich naturnaher Gerinne in Kombination mit geringen Strömungsgeschwindigkeiten auftreten. Daher können die Anforderungen von wandernden Neunaugen



Abb 12: Flachufer eines asymmetrischen Raugerinnes am Beispiel des Verbindungsbauwerks Flutmulde Machland / Au a. d. Donau

Tabelle 5: Anzahl von Standard- und adaptierten Leitbildern in Österreich mit Neunaugen als Leit- oder Begleitarten.

Quelle: Leitbildkatalog BAW, IGF Scharfling, Stand Februar 2012

Anzahl der Leitbilder mit Neunaugen	Standardleitbilder	Adaptierte Leitbilder
Leitart	0	2
Typische Begleitart	18	42
Seltene Begleitart	18	30
Nicht im Leitbild	21	33
Leitbilder Gesamt	57	107

(sowie von Klein- und Jungfischen) bei Umgehungsgerinnen und asymmetrischen Raugerinnen problemlos realisiert werden, wenn durchgehende, absturzfremde Flachufer vorliegen.

Ein indirekter Hinweis auf die Passierbarkeit gelang für den Bautyp »asymmetrisches Raugerinne« am Dotationsbauwerk für die Flutmulde Machland (Mühlbauer et al., 2014). Beim Ablassen fanden sich im oberen Teil des Bauwerks zwei adulte Neunaugen, was aufgrund der örtlichen Situation sehr wahrscheinlich mit einer stromauf gerichteten Wanderung über das Raugerinne zu erklären ist.

Nach derzeitigem Wissensstand sollte daher in Gewässern mit entsprechendem Erfordernis mit Nachdruck ein Rückbau von Querbauwerken geprüft werden und es sollten ggf. ausschließlich die Bautypen »überfallsfreies Umgehungsgerinne« und »asymmetrisches Raugerinne bzw. raue Rampe« umgesetzt werden.

Dies trifft insbesondere für Gewässer zu, in deren fischökologischen Leitbildern Neunaugen ausgewiesen sind. Gemäß Definition im FAH-Leitfaden (BMLFUW, Hrsg. 2012) soll eine Fischwanderhilfe zur Gewährleistung eines guten ökologischen Zustands bzw. guten ökologischen Potentials jedenfalls eine Fischpassage für einen Großteil der wanderwilligen Individuen und Altersstadien (ab 1+) der Leitarten und typischen Begleitarten sicherstellen. Die Passierbarkeit von Querbauwerken – entsprechend 1+ und älteren Stadien von Fischen – auch für Neunaugen-Querder herzustellen, ist aufgrund deren schwacher Schwimmleistung nicht realistisch bzw. ökologisch auch nicht erforderlich. Adulte Neunaugen sind aber jedenfalls in einer Vielzahl von Gewässerstrecken zu berücksichtigen, wo Neunaugen als Leitart oder typische Begleitart eingestuft sind (siehe Tabelle 5).

Daher ist in vielen Fällen bei der Dimensionierung von Fischwanderhilfen eine Passierbarkeit auch für Rundmäuler zu gewährleisten und ein dazu geeigneter Bautyp zu wählen. Dies ist auch in FFH-Schutzgebieten mit Vorkommen der Anhang II Arten *Lampetra planeri* oder *Eudontomyzon mariae* zu fordern. Wie im Zuge der gegenständlichen Erhebung gezeigt wurde, können kleinere Zubringer eine wichtige Funktion als Laichhabitat für Neunaugen aufweisen. Daher ist eine für Neunaugen passierbare (Um-) Gestaltung von Zubringermündungen diesbezüglich von besonders hoher Bedeutung.

Danksagung

Für hilfreiche Informationen oder Literatur bedanke ich mich herzlich bei: Daniela Csar, Wolfgang Gessl, Clemens Gumpinger, Stefan Guttman, Michael Jung, Marc Koenen, Martin Krappe, Kurt Nadler, Dirk Neumann, Bernhard Schmall, Wolfgang Sollberger, Josef Wanzenböck und Andreas Zitek.

LITERATUR

- Adam, B. & Lehmann, B. (2011): Ethohydraulik: Grundlagen, Methoden und Erkenntnisse. Springer Verlag. 351 S.
- Belyi, N. D. (1966): Morfologicheskije i nekotoryje biologicheskije osobennosti ukrainsoi minogi – *Lampetra mariae* (Berg) reki Dnepra. Zool. zhurnal 45: 585–590.
- Besson, S., Baran, P., Pesme, E. & Duret, P. (2009): Study of the crossing capacity of the brook lamprey (*Lampetra planeri*, Bloch, 1784) with a view to defining the criteria for dimensioning crossing devices. Technical report Parc naturel régional du Morvan, ONEMA, CEMAGREF. 41 S.
- Enequist, P. (1937): Das Bachneunauge als ökologische Modifikation des Flussneunauges. Über die Fluß- und Bachneunaugen Schwedens. Ark. Zool. 29: 1–22.
- Gaudron, S. M. & Lucas, M. C. (2006): First evidence of attraction of adult river lamprey in the migratory phase to larval odour. J. Fish Biol. 68 (2): 640–644.
- Gumpinger, C., Ratschan, C., Schauer, M. & Wanzenböck, J. (2009): Artenschutzprojekt Kleinfische und Neunaugen in Oberösterreich. Bericht über das Projektjahr 2008. 117 S.
- Hardisty, M. W. (1944): The life history and growth of the brook lamprey (*Lampetra planeri*). J. Anim. Ecol. 13: 110–122.
- Hardisty, M. W. & Potter, I. C. (1971): The behaviour, ecology and growth of larval lampreys. In: Hardisty, M. W. & Potter, I. C. (Eds.): The Biology of Lampreys, vol. 1. Academic Press, London.
- Hardisty, M. W. (1986): A. General Introduction to Lampreys. p. 19 – 83. In: Holčík, J. (Ed.): The Freshwater Fishes of Europe. Vol. 1/I: Petromyzontiformes. Aula-Verlag Wiesbaden. 313 pp.

- Heinrich, J. W., Anderson, W. C. & Oja, S. D. (1985): Movement and capture of sea lampreys marked in northern Lake Huron, 1981–1982. Great Lakes Fish. Comm. Techn. Rep. 42: 1–14.
- Holčík, J., Misik, V., Bastl, I. & Kirka, A. (1965): Ichthyologický výskum Karpatskeho obluka. 3. Ichtyofauna povodia Oravskej priehrady e jej pritokov. Ac. Rer. Natur. Mus. Nat. Slov. 11: 93–139.
- Holčík, J. & Renaud, C. B. (1986): *Eudontomyzon mariae*. p. 165–185. In: Holčík, J. (Ed.): The Freshwater Fishes of Europe. Vol. 1/I: Petromyzontiformes. Aula-Verlag Wiesbaden. 313 pp.
- Holzer, G., Unfer, G., Hinterhofer, M. (2004): Gedanken und Vorschläge zu einer Neuorientierung der fischereilichen Bewirtschaftung österreichischer Salmonidengewässer. Österreichs Fischerei 57 (10): 232–248.
- Igoe F., Quigley D.T.G., Marnell, F., Meskell, E., O'Connor, W. & Byrn, C., (2004): The sea lamprey *Petromyzon marinus*, river lamprey *Lampetra fluviatilis* and brook lamprey *Lampetra planeri* in Ireland: General biology, ecology, distribution and status with recommendations for conservation. Biology and Environment, Royal Irish Academy, Volume 104B, N°3, pp 45–56.
- Kelly, F. L. & King, J. J. (2001): A review of the ecology and distribution of three lamprey species, *Lampetra fluviatilis* (L.), *Lampetra planeri* (Bloch) and *Petromyzon marinus* (L.) : a context for conservation and biodiversity considerations in Ireland. Biology and Environment, Royal Irish Academy, Volume 101B, N°3, pp 165–185.
- Krappe, M. (2004): Quantitative Analysen populationsbiologischer Phänomene im Lebenszyklus des Bachneunauges *Lampetra planeri* (Bloch 1784). Diss. Univ. Rostock. 241 S.
- Krappe, M., Lemcke, R., Meyer, L. & Schubert, M. (2012): Die Neunaugen. Fisch des Jahres 2012. Verband Deutscher Sportfischer e.V. 64 S.
- Laine, A., Kamula, R. & Hooli, J. (1998): Fish and lamprey passage in a combined Denil and vertical slot fishway. Fisheries Management and Ecology 1998 (5): 31–44.
- Lemcke, R. (1999): Untersuchungen zur Populationsökologie des Bachneunauges, *Lampetra planeri*, Bloch 1784, und des Flussneunauges, *Lampetra fluviatilis* Linnaeus 1758. Diss. Mathematisch-Naturwissenschaftl. Fakultät, Univ. Rostock. Shaker Verlag, Aachen. 140 S.
- Lucas, M. C., Thom, T. J., Duncan, A. & Slavik, O. (1998). Coarse fish migration – occurrence, causes and implications. Bristol, Environment agency. 160 S.
- Maitland, P. S. (2003): Ecology of the River, Brook and Sea Lamprey. Conserving Natura 2000 Rivers Ecology Series No. 5. English Nature, Peterborough.
- Malmquist, B. (1980): The spawning migration of the brook lamprey, *Lampetra planeri* Bloch, in a South Swedish stream. J. Fish Biol. 16: 105–114.
- Manion, P. J. & Hansen, L. H. (1980): Spawning Behavior and Fecundity of Lampreys from the Upper Three Great Lakes. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 37(11): 1635–1640.
- Morris, K. H. & Maitland, P. S. (1987): A trap for catching adult lampreys (*Petromyzonidae*) in running water. Journal of Fish Biology 31 (4): 513–516.
- Mühlbauer, M., Ratschan, C. & Zauner, G. (2014): Das Asymmetrische Raugerinne - ein weiterer Bautyp zur Herstellung der biologischen Durchgängigkeit an potamalen und hyporhithralen Fließgewässern. Unveröffentlichtes Manuskript, Jänner 2014.
- Potter, I. C. (1980): Ecology of larval metamorphosing lampreys. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 37, 1641–57.
- Quintella, B. R., Andrade, N. O., Espanhol, R. & Almeida, P. R. (2005): The use of PIT telemetry to study movements of ammocoetes and metamorphosing sea lampreys in river beds. J. Fish Biol. 66: 97–106.
- Quintella, B. R., Póvoa, I. & Almeida, P. R. (2009): Swimming behaviour of upriver migrating sea lamprey assessed by electromyogram telemetry. Journal of Applied Ichthyology 25 (1): 46–54.
- Ratschan, C., Gumpinger, C., Schauer, M., Wanzenböck, J. & Zauner, G. (in prep.): Artenschutzprojekt Kleinfische und Neunaugen in Oberösterreich. Neunaugen – *Lampetra planeri* und *Eudontomyzon mariae*. Österreichs Fischerei.
- Ratschan, C. & Guttmann, S. (2013): Elektrofischereiliche Erhebungen in potentiellen Neunaugengewässern im Moldaueinzugsgebiet im Böhmerwald. Unveröffentlichter Kurzbericht, 13 S.
- Schmutz, S.; Kaufmann, M.; Vogel, B. & Jungwirth, M. (2000): Methodische Grundlagen und Beispiele zur Bewertung der fischökologischen Funktionsfähigkeit österreichischer Fließgewässer. BMLFUW, Wasserwirtschaftskataster, Wien.
- Schroll, F. (1959): Zur Ernährungsbiologie der steirischen Ammocoeten *Lampetra planeri* (BLOCH) und *Eudontomyzon danfordi* (REGAN). Int. Rev. ges. Hydrobiol. 44: 395–429.
- Schroll, F. (1969): Zur Problematik der Systematik der Neunaugen im ostalpinen Raum. Mitteilungen des Naturwissenschaftlichen Vereins Steiermark 99: 55–58.
- Sjöberg, K. (1980): Ecology of the European River Lamprey (*Lampetra fluviatilis*) in Northern Sweden. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 37(11): 1974–1980.
- Valtonen, T. (1980): European river lamprey (*Lampetra fluviatilis*) fishing and lamprey populations in some rivers running into Bothnian Bay, Finland. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 37: 1967–1973.
- Wolfram, G. & Mikschi, E. (2007): Rote Liste der Fische (Pisces) Österreichs. p. 61–198. In: Zulka, K. P. (Red.): Rote Liste gefährdeter Tiere Österreichs, Teil 2: Kriechtiere, Lurche, Fische, Nachtfalter, Weichtiere. Grüne Reihe des Lebensministeriums Band 14/2. Böhlau-Verlag, Wien, Köln, Weimar.
- Zhukov, P. I. (1965): Ryby Belorussii. Nauka i tekhnika, Minsk. 414 S.
- Zitek, A., Haidvogel, G., Jungwirth, M., Pavlas, P., Schmutz, S. (2007): Ein ökologisch strategischer Leitfaden zur Wiederherstellung der Durchgängigkeit von Fließgewässern für die Fischfauna in Österreich. AP5 des MIRR-Projektes, Enderbericht. Studie im Auftrag von Lebensministerium und Land Niederösterreich. 138 S.